

На правах рукописи

КАШЕВАРОВ Глеб Сергеевич

**СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРИФТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ РЕК МЁША,
КАЗАНКА И НОКСА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)**

Специальность 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2013

Работа выполнена на кафедре биоресурсов и аквакультуры (ранее – кафедра зоологии позвоночных) Института фундаментальной медицины и биологии ФГАОУ ВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор
Яковлев Валерий Анатольевич,
заведующий кафедрой биоресурсов и аквакультуры
Института фундаментальной медицины и биологии
ФГАОУ ВПО «Казанский (Приволжский)
федеральный университет»

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
Крылов Александр Витальевич,
зав. лаборатории экологии водных
беспозвоночных, Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН
кандидат биологических наук,
Лоскутова Ольга Александровна,
старший научный сотрудник института биологии
Коми научного центра Уральского отделения РАН

Ведущая организация Институт биологии Карельского научного центра
РАН

Защита диссертации состоится 23 мая 2013 г. в 16⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Казанском (Приволжском) федеральном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18, в аудитории 211 Главного здания К(П)ФУ.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального университета по адресу: г. Казань, ул. Кремлевская, 35.

Автореферат разослан " " апреля 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Зелеев Р.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Малые и средние реки – одни из наиболее распространенных видов водных объектов на Земле. Проточность воды в них обеспечивает не только жидкий, но и твёрдый сток в виде минеральных взвесей, растворённых и других веществ и элементов, а также транспорт живых и отмерших животных и растений от верховий к устью. Они являются местами сосредоточения наибольшего биоразнообразия (Богатов, 1994; Зинченко, 2002; Крылов, 2005; Экосистема ..., 2007). В Республике Татарстан (РТ), как и в других субъектах Российской Федерации, реки за последние десятилетия претерпели существенные изменения в худшую сторону. Как показано на примере рек Мёша, Казанка и Свияга, основная причина – воздействие хозяйственной и другой деятельности человека на них непосредственно и на их бассейны (Экологические ..., 2003).

Беспозвоночные играют важную роль, оказывая значительное влияние на функциональные процессы в лотических экосистемах. По сравнению со стоячими водоёмами, биологические сообщества водотоков всё ещё остаются мало изученными. Особенно это касается такого явления, как дрейф бентосных беспозвоночных, очень важного механизма в колонизации и распространении организмов в водотоках, то есть в сохранении структуры их бентосных сообществ (Леванидов, Леванидова, 1965; Шустов, 1983; Шубина, 1986, 2006; Brittain, Eikland, 1988; Mackay, 1992; Богатов, 1994). В дрейфе участвует огромное количество беспозвоночных, особенно личинки и имаго насекомых. Они, мигрируя в толще воды, становятся кормовыми объектами для рыб и хищных беспозвоночных (Cadwallader, 1974; Flecker, 1992; Allan, 1995; Rader, 1997; Johnson et al., 2007).

Для сохранения биоразнообразия экосистем водотоков, повышения их биологической продуктивности, включая кормовую базу для рыб, разработки мероприятий по охране такого типа водных объектов, наряду с традиционными исследованиями бентосных сообществ, требуется также знание экологии бентостока. Существуют различные взгляды на причины и значение активной миграции донных беспозвоночных в водотоках (Waters, 1972; Elliot, 1976; Waters, Hokenström, 1980). До сих пор остаётся недостаточно изученным подобный вид активной миграции беспозвоночных в водотоках. Кроме того, информация о дрейфе в зимний период в водотоках, покрытых в холодное время года льдом и снегом, крайне ограничена (Хренников, 1987; Барышев, 2001; Шубина, 2006; Астахов, 2008). Поиск литературных данных о дрейфе беспозвоночных в реках бассейна Средней Волги не дал положительных результатов.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы – изучение качественного состава и количественных показателей беспозвоночных, мигрирующих в составе дрейфа, а также их временной и пространственной изменчивости на примере равнинных рек Мёша, Казанка и Нокса, расположенных на территории Предкамья Республики Татарстан.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) выявить состав и эколого-фаунистические особенности беспозвоночных в дрейфе рек;
- 2) изучить численность и биомассу отдельных таксономических групп в дрейфе, в т.ч. продольное распределение показателей от верховий к низовьям рек;
- 3) исследовать сезонную и суточную динамику численности и биомассы дрейфующих беспозвоночных.

Научная новизна. Впервые для бассейна Волги изучен один из способов миграции беспозвоночных в реках – дрейф. На примере рек Мёша, Казанка и Нокса получены новые сведения о структуре и количественных показателях беспозвоночных в дрейфе рек равнинного типа, а также пространственно-временной изменчивости дрейфа в

зависимости от динамично изменяющихся условий среды. Получены оригинальные материалы по сезонной и суточной динамике дрейфа личинок и куколок насекомых.

Теоретическая и практическая значимость. Представленная к защите работа вносит вклад в изучение экологии рек равнинного типа, в расширение представлений об их реальном биоразнообразии и биоресурсном потенциале, а также в изучение значения дрейфа для формирования донных биоценозов в них. Выявлены общность и различия состава, количественных показателей беспозвоночных, мигрирующих в составе дрейфа под влиянием условий, отличающихся в условиях водотоков значительной пространственной и временной изменчивостью. Наряду с имаго насекомых, в дрейфе участвуют их личинки и куколки, соотношение которых зависит от сезона года и времени суток.

Полученные результаты по таксономическому составу беспозвоночных в дрейфе изученных рек могут быть использованы для составления региональных кадастров видов гидробионтов, прогнозирования многолетней динамики экосистем рек Мёша, Казанка и Нокса. В ходе исследования обнаружены виды, внесённые в Красную книгу РТ (*Calopteryx virgo*, *Polymitarcys virgo*, *Nepa cinerea*), данные по которым представлены постоянно действующей комиссии при Минэкологии РТ. Обнаруженные не отмечавшиеся ранее на территории РТ виды (*Argulus coregoni*, *Brachycerus harrisella*, *Macronychus quadrituberculatus*) могут быть включены в аннотированный список водных беспозвоночных на территории РТ. Ранее не встречавшийся на территории РТ вид *M. quadrituberculatus* был представлен к внесению в Красную Книгу РТ. Методики и результаты используются в учебном процессе при чтении лекционных курсов и на практических занятиях в Институте фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Видовое богатство, численность и биомасса беспозвоночных в дрейфе равнинных рек Мёша, Казанка и Нокса существенно уступают таковым других водотоков, особенно горных рек, отличающихся большей скоростью течения воды и преобладанием реофильной фауны в них.

2. Основу состава дрейфа в реках формируют личинки и куколки двукрылых насекомых (хирономиды подсемейства Orthocladiinae, семейство Simuliidae), а также нимфы поденки *Baetis rhodani*.

3. Для рек характерны пространственная неоднородность дрейфа на разных их участках, сезонные колебания состава, численности и биомассы беспозвоночных, соотношения личинок и куколок насекомых; значительные различия наблюдаются между периодом открытой воды и подлёдным периодом.

4. Наиболее активный дрейф, как и относительно большая средняя масса беспозвоночных в р. Мёша наблюдается в тёмное время суток, что, скорее всего, объясняется активизацией поведенческого дрейфа более крупных форм беспозвоночных с целью избегания выедания рыбами; организмы с меньшими размерами тела, подвергающиеся меньшей опасности, активнее мигрируют днём.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены в виде докладов на научно-практической конференции гидробиологов, посвящённой памяти проф. Х.М. Курбангалиевой (1910–2004) (Казань, 2010), на всероссийской научной конференции с международным участием «Устойчивость экосистем: теория и практика» (Чебоксары, 2010), на II всероссийской конференции с международным участием «Малые реки: экологическое состояние и перспективы развития» (Чебоксары, 2012), на международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2012), итоговой научной конференции КГУ за 2009 г. (Казань, 2010), на итоговой

научной конференции КФУ за 2011 и 2012 г. (Казань, 2012, 2013), на XXIV чтениях памяти В.А. Попова (Казань, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, из них 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК (одна из них – в печати).

Личный вклад. Сбор материала, таксономический анализ состава дрейфа, статистическая обработка данных и их обобщение выполнены лично автором.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 164 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы (196 источника, в том числе 97 на иностранных языках); включает 23 таблицы, 29 рисунков и 6 приложений.

Благодарности. Благодарю моего научного руководителя, заведующего кафедрой биоресурсов и аквакультуры, д.б.н., проф. В.А. Яковлева за неоценимую помощь при обработке материала, обобщении данных и написании диссертации.

Выражаю огромную благодарность ассистенту кафедры биоресурсов и аквакультуры Г.И. Хабибуллиной, которая, изучая зообентос рек, оказывала помощь в отборе проб дрейфа в ходе совместных полевых исследований.

За помощь в определении некоторых водных жуков благодарю доцента Н.В. Шулаева и старшего лаборанта кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии А.Г. Кадирова. Автор сердечно признателен сотрудникам кафедры биоресурсов и аквакультуры ИФМиБ КФУ (ранее – кафедры зоологии позвоночных КГУ) за неоценимую помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕК МЁША, КАЗАНКА И НОКСА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

На основе анализа литературных источников даётся физико-географическая характеристика района исследования (как Республики Татарстан в целом, так и бассейнов рек Мёша, Казанка и Нокса в частности). Рассмотрены такие аспекты, как рельеф, геологическое строение и климат, водные ресурсы района исследования. Кроме того, дана гидрологическая характеристика исследованных рек, включающая в себя обзор морфологических и морфометрических особенностей, водности, гидрологических и гидрохимических показателей, оказываемой на них антропогенной нагрузки, данных о видовом разнообразии беспозвоночных, а также народнохозяйственного значения и рекомендованных мер по охране данных рек. Приводятся данные об особенностях равнинных рек и пространственной организации их экосистем в целом.

Всесторонне рассматривается явление дрейфа в качестве адаптивной стратегии беспозвоночных к максимальному использованию ресурсов водотоков и поддержанию устойчивости бентосных сообществ в них. Анализируется его изученность, особенности динамики в суточном и сезонном аспектах, приводятся существующие на данный момент классификации дрейфа и даётся обзор методов отбора проб.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данной работы послужили пробы дрейфа, отобранные в реках Мёша, Казанка и Нокса (территория Предкамья РТ). Они являются левыми притоками Куйбышевского водохранилища (р. Нокса – приток Казанки; рис. 1).

В р. Мёша для исследования был выбран участок в её средней части (у пос. Чита, (Пестречинский р-н). Всего было заложено две станции на расстоянии примерно в 1 км по течению. Первая станция (ст. 1) представляла собой пережат с быстрым течением и грунтом, представленным крупными камнями и песком. Вторая станция (ст. 2) – участок

ниже, тоже характеризовавшийся быстрым течением (грунт – мелкие камни, песок и глина; местами произрастают водоросли). Здесь пробы отбирали с 19.05.2008 г. по 15.03.2011 г. Отбор проб проводили через каждые 14 суток в течение вегетационного периода. Кроме того, на ст. 1 в вегетационный период было проведено 9 круглосуточных отборов, во время которых пробы отбирали через каждые 3 ч.



Рис. 1. Карта-схема расположения рек Мёша и Казанка
(р. Нокса на карте данного масштаба не видна)

В р. Казанка и р. Нокса пробы отбирали с 18.07.2009 г. по 14.08.2011 г. один раз в месяц в течение трёх месяцев вегетационного сезона. В р. Казанка был выбран участок с её средней части у с. Чепчуги (Высокогорский р-н). Станция была заложена на перекате с быстрым течением; дно сложено крупными камнями, валунами и галькой, на камнях имелись обрастания нитчатыми водорослями. Скорость течения воды здесь была несколько выше, чем в р. Мёша. В р. Нокса был выбран участок в верхней части, примерно в 6 км от истока (у с. Кошаково, Пестречинский р-н). Он представлял собой быстрину, образующуюся при стекании воды с бетонной основы моста и отличался от обследованных участков других рек наиболее медленным течением.

Для изучения особенностей продольного распределения показателей дрейфа вдоль рек было заложено по пять станций в р. Казанка (у н.п. Казанбаш, Купербаш, Арск, Чемерцы, Чепчуги) и Мёша (у н.п. Комаровка (р. Мал. Мёша), Старые Зюри (р. Бол. Мёша), Сауш, Чита, Пестрецы). На этих станциях отбор проб производили 27–28 августа 2011 г.

Отбор проб дрейфа в реках осуществляли ловушкой (Барышев, 2006). Для отбора проб использовали дрейфовую ловушку (прямоугольный металлический каркас 20*30 см (площадь входного отверстия 0.06 м²); длина конического сетчатого мешка 90 см; длина матерчатого кармана 10 см; сеть – мельничный газ № 23). Ловушку устанавливали на участках с быстрым течением перпендикулярно течению на глубине 20–30 см. Для установки ловушки в дно забивали металлические штыри. При взятии проб измеряли температуру воздуха и воды, а также скорость течения. Экспозиция составляла от 10 до 20

мин (в основном 15 мин). При каждом отборе на станции ловушку устанавливали 2 раза. Значения для двух проб с одной станции складывали, а результат умножали на найденный для каждой пробы коэффициент (с учётом скорости течения, времени экспозиции и уловистости ловушки). Пробы промывали, а затем фиксировали 70 %-м спиртом.

Всего была отобрана 271 проба дрефта (табл. 1).

Таблица 1. Количество отобранных проб дрефта

Пробы	Мёша	Казанка	Нокса
На постоянных станциях*	149	18	17
В ходе суточных съёмок	75	–	–
На станциях при изучении продольного распределения дрефта в реках	10	10	–
Всего	226	28	17

*часть проб, отобранных в р. Мёша на постоянной ст. № 1, использовали в ходе изучения суточной динамики дрефта.

Камеральную обработку проводили в соответствии с общепринятыми методами (Методика ..., 1975). Таксономический анализ беспозвоночных, включая личинок и имаго, реже – куколок насекомых, проводили до видового или родового уровня (за исключением Nematoda (кроме *Gordius aquaticus*), Hydracarina и двукрылых семейств Simuliidae и Ceratopogonidae. Поскольку в пробах часто встречались личинки насекомых ранних стадий развития, не всегда удавалось идентифицировать их до видового уровня. При определении личинок семейства Chironomidae иногда ограничивались личиночной формой. Таким образом, под термином «таксон» в данной работе подразумевается таксономическая категория (вид или выше), до которой удавалось определить данный организм. Таксономический состав устанавливали по определителям (Жадин, 1933, 1952; Попова, 1953; Чекановская, 1962; Определитель..., 1977, 1994, 1995, 1997, 1999, 2001; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Holland, 1972; Swensson, Tjeder, 1975; Macan, 1979; Edington, Hildrew, 1970; Wiederholm, 1983, 1986; Svensson, 1986; Lillehammer, 1988; Gattooliat, Sartor, 2008 и др.).

Также определяли абсолютную и относительную численность отдельных таксонов и их биомассу (сырую) с использованием торсионных весов; результаты пересчитывались на 1000 м³ водного потока. Определяли среднюю массу дрефтующих организмов. Вычисляли следующие индексы: встречаемости таксонов (Методика..., 1975), коэффициент Жаккара и индекс биотической дисперсии Коха (для оценки степени сходства видовых списков; Koch, 1957; Методика..., 1975; Бубнов и др., 2007), индекс разнообразия Шеннона–Уивера (Методика..., 1975), индекс выравненности (Шитиков и др., 2003).

При построении графиков и статистической обработке данных использовались программы *Microsoft Excel* и *Statistica*. Для оценки достоверности различий средних значений использовался дисперсионный анализ (способ *one-way ANOVA* (*Tukey's HSD test*) в программе *Statistica*). Перед обработкой цифровые данные (кроме индекса Шеннона–Уивера) преобразовывали в нормальное распределение с использованием функции $\text{Log}_{10}(x+1)$. В корреляционном анализе применяли метод ранговой корреляции Спирмена (*Correlations–Spearman* в программе *Statistica*).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО–ФАУНИСТИЧЕСКИЙ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ РЕК

Всего в дрифте трёх рек было выявлено 198 таксонов разного уровня (из них 93 вида), относящихся к группам Cnidaria, Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Hydracarina и Insecta (отряды Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Trichoptera и Diptera). Последний отряд включал 13 семейств. Таким образом, в составе дрифта встречаются представители различных систематических и экологических групп, в том числе личинки, куколки и имаго насекомых. Моллюсков, особенно двустворчатых, попавших в ловушки, по-видимому, нельзя рассматривать как постоянный компонент дрифта. Они не способны подниматься в толщу воды и мигрировать. Вероятно, они скатывались по дну реки течением воды.

Наибольшее количество таксонов приходилось на долю насекомых – 164 таксона разного уровня (83.3 % общего количества выявленных таксонов). Среди насекомых наиболее качественно богатыми были личинки двукрылых, ручейников, подёнок и жуки (91, 19, 18 и 18 таксонов соответственно). Наиболее многочисленным семейством в отряде Diptera оказалось семейство Chironomidae – на его долю приходилось 80 % таксонов двукрылых (73 таксона).

Наибольшее количество таксонов было обнаружено в р. Мёша; в р. Казанка и р. Нокса количество выявленных таксонов значительно меньше (табл. 2). Это обусловлено, по-видимому, тем обстоятельством, что при исследовании р. Мёша, в отличие от Казанки и Ноксы, были охвачены все сезоны, и, кроме того, проводились круглосуточные серии отбора проб.

Таблица 2. Количество выявленных таксонов (видов) в различных систематических группах дрифта

Группы	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	5 (3)	4 (3)	3 (2)
Hirudinea	3 (3)	2 (2)	0
Mollusca	10 (7)	3 (1)	3 (3)
в т.ч. Gastropoda	7 (6)	1 (1)	3 (3)
Bivalvia	3 (1)	2 (0)	0
Crustacea	0	1 (1)	3 (3)
Insecta	145 (59)	47 (20)	43 (13)
в т. ч. Ephemeroptera	18 (13)	4 (4)	3 (2)
Odonata	7 (5)	2 (2)	0
Heteroptera	4 (1)	2 (1)	5 (3)
Coleoptera	14 (4)	3 (1)	7 (2)
Trichoptera	14 (11)	10 (7)	1 (0)
Diptera	86 (24)	25 (5)	26 (6)
в т. ч. Chironomidae	73 (20)	23 (5)	19 (4)
Прочие Insecta	3 (1)	2 (0)	2 (0)
Прочие	5 (1)	1 (0)	3 (2)
Всего	168 (74)	58 (27)	55 (23)

Несмотря на то, что количество таксонов, отмеченных для трёх рек, различается так существенно, тем не менее, в пробах из исследованных рек наибольшее количество выявленных таксонов в Мёше, Казанке и Ноксе принадлежало к классу Insecta (145, 47 и 43 таксона соответственно, или 86.3, 81.0 и 78.2 % общего количества таксонов для

каждой из рек). Для всех трёх рек также характерно наибольшее разнообразие отряда Diptera (59.3, 53.2 и 60.5 % количества таксонов насекомых и 51.9, 43.1 и 47.3 % общего количества таксонов для рек Мёша, Казанка и Нокса соответственно). Наиболее многочисленным семейством в отряде двукрылых было семейство Chironomidae: на его долю приходилось 85.3, 88.9 и 75.0 % таксонов отряда двукрылых в реках Мёша, Казанка и Нокса соответственно.

Сравнение среднего количества таксонов в одной пробе дрефта показывает, что пробы были качественно богаче в р. Казанка, а в р. Мёша отмечены минимальные значения данного показателя. Достоверные различия были отмечены при сравнении дрефта рек Мёша и Казанка (ANOVA, $p < 0.05$).

Всего на двух станциях, заложенных в средней части р. Мёша (без учёта круглосуточных отборов) было выявлено 120 таксонов разного уровня (из них 53 вида). В целом распределение количества таксонов по группам для обеих станций, рассмотренных как вместе, так и по отдельности, соответствует таковому для общего видового списка с незначительными отклонениями. Наибольшее количество выявленных здесь таксонов (82.5 %) относится к насекомым (81.8 % на ст. 1 и 83.3 % на ст. 2).

Наиболее широко представленные в таксономическом списке отряды здесь те же, что и в общем таксономическом списке – двукрылые, ручейники и подёнки. При этом личинки стрекоз, в отличие от общего таксономического списка, представлены богаче, чем жуки. Наибольшее количество таксонов двукрылых на обеих станциях принадлежало семейству Chironomidae (82.6 % таксонов двукрылых на ст. 1 и 90.0 % на ст. 2). В целом для дрефта на этих двух станциях характерна средняя степень сходства таксономического состава; коэффициент Жаккара для них равен 43.3 %.

Подавляющее большинство выявленных видов беспозвоночных в дрефте рек относится к обычным компонентам зообентоса водоёмов Палеарктики. В зоогеографическом плане фаунистический состав беспозвоночных можно охарактеризовать как палеарктический с наличием голарктических элементов.

Сравнение состава дрефта рек Мёша, Казанка и Нокса с составом дрефта рек, расположенных в северной и Дальневосточной частях России (Богатов, 1994; Барышев, 2001; Тиунова и др., 2008 и др.) показывает, что они сильно различаются. Донная фауна в рассматриваемых в настоящей работе реках, являющихся равнинными и расположенными в умеренной зоне Европейской части России, отличается присутствием потамофильных видов, тогда как горные реки населены преимущественно реофильными видами, и, соответственно, в этих реках в зообентосе присутствуют в большом количестве нимфы подёнок и веснянок, личинки ручейников. Они и составляют основу дрефта. В наших реках преобладают личинки двукрылых насекомых, что вполне объяснимо доминированием их в зообентосе.

Всего при изучении продольного распределения таксономического состава дрефта было выявлено 24 таксона из следующих групп: Oligochaeta, Mollusca (Gastropoda), Hydracarina и Insecta (отряды Ephemeroptera, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera и Diptera). Наибольшая часть данных таксонов приходилась на насекомых и в видовом списке для обеих рек (83.3%), и для каждой из рек по отдельности (по 83.3 %). При этом наиболее качественно богатым отрядом насекомых также были двукрылые (представленные исключительно семействами Simuliidae и Chironomidae), на долю которого приходилось 54.2 % от общего количества таксонов (66.7 % для р. Мёша и 50.0 % для р. Казанка).

Среднее значение коэффициента Жаккара, вычисленного для всех пяти станций р. Мёша попарно, было равно 16.7 ± 4.2 . Таким образом, таксономический состав беспозвоночных в дрефте сильно различается в зависимости от места отбора проб. Индекс Коха, вычисленный для пяти станций в р. Казанка, был равен 12.5, что показывает малую степень сходства всех пяти станций. Среднее значение коэффициента Жаккара,

вычисленного для всех пяти станций попарно, было равно 25.0 ± 2.8 . Таким образом, таксономический состав беспозвоночных в дрифте р. Казанка сильно различается в зависимости от места отбора проб, хотя и в меньшей степени, чем в р. Мёша; кроме того, качественный состав беспозвоночных в дрифте р. Казанка оказался несколько богаче такового в р. Мёша.

Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера наблюдались в р. Нокса (2.94 ± 0.23 бит/экз.); в р. Казанка (в районе пос. Чепчуги) средние значения индекса Шеннона были незначительно ниже (2.89 ± 0.25 бит/экз.). В р. Мёша значения индекса Шеннона были близки на всех станциях (1.6–2.2 бит/экз.), за исключением ст. 5. В р. Казанка значения индекса видового разнообразия на разных станциях различались больше. На ст. 1 индекс Шеннона был равен 2.0 бит/экз., на ст. 2 его значения снижаются (до 1.5 бит/экз.), на ст. 3 и 4 его значения возрастают (2.4 и 3.3 бит/экз. соответственно), а на ст. 5 вновь несколько снижаются (до 2.5 бит/экз.).

Таким образом, значения индекса Шеннона и индекса выравненности для разных рек, равно как и для двух станций в р. Мёша, не показали достоверных различий при дисперсионном анализе (*ANOVA*, $p > 0.05$). Выявить закономерности продольного распределения разнообразия дрифта вдоль рек Мёша и Казанка не удалось. Возможно, значения индекса Шеннона варьируют в зависимости от комплекса условий на отдельных участках рек. Нам не удалось обследовать труднодоступные участки истока рек, а низовья рек находятся в зоне подпора Куйбышевского водохранилища; всё это не позволило более тщательно выполнить анализ продольного распределения рассматриваемого показателя дрифта.

ГЛАВА 4. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ

Частота встречаемости беспозвоночных. В разделах главы 4 приводится обзор наиболее часто встречаемых видов и таксонов различных систематических групп как в целом в исследованных реках, так и в реках по отдельности (в том числе, на двух станциях в средней части р. Мёша). В целом максимальная встречаемость в пробах дрифта была отмечена для насекомых и гидракарин (95.6 и 56.5 % соответственно); эти же группы наиболее часто встречались во всех трёх реках (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость (%) представителей различных таксономических групп в дрифте рек Мёша, Казанка, и Нокса

Группы	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	15.9	39.3	29.4
Mollusca	7.5	35.7	11.8
в т.ч. Gastropoda	4.9	3.6	11.8
Bivalvia	3.1	35.7	0
Crustacea	0	7.1	23.5
Hydracarina spp.	54.4	75.0	52.9
Insecta	94.7	100.0	100.0
в т.ч. Ephemeroptera	51.8	64.3	58.8
Trichoptera	32.3	60.7	5.9
Heteroptera	24.3	14.3	41.2
Coleoptera	10.2	10.7	35.3
Diptera	90.3	89.3	100.0
в т.ч. Simuliidae	61.1	60.7	17.6
Chironomidae	86.3	85.7	100.0

Наибольшей встречаемостью среди насекомых отличались отряды Diptera, Ephemeroptera и Trichoptera (90.8, 53.5 и 33.6 %). Среди двукрылых особо следует отметить личинок семейств Chironomidae и Simuliidae, встречаемость которых составляла 87.1 и 58.3 %.

В целом по составу дрефтующих беспозвоночных реки сильно различаются (индекс биотической дисперсии Коха, вычисленный для всех трёх рек, оказался равным 6.8 %). Значения коэффициента Жаккара также были низкими для пар: Нокса–Казанка, Казанка–Мёша и Мёша–Нокса (18.3 %, 24.3 % и 17.8 % соответственно). Наибольшее сходство состава дрефта выявлено для рек Мёша и Казанка. Среднее арифметическое данных значений (являющееся мерой сходства трёх исследованных рек), равнялось 20.1 %. Однако при рассмотрении дрефта трех отдельно взятых рек наблюдалось некоторое сходство распределения встречаемости различных таксонов (Кашеваров, Яковлев, 2012). Наиболее часто встречаемыми в них оказались личинки хирономид *C. гр. algarum* и *C. гр. silvestris* (59.0 и 29.5%), а также нимфы подёнок *B. rhodani* (39.1 %).

Максимальная встречаемость беспозвоночных в дрефте средней части р. Мёша отмечена для групп Insecta (94.7 % на ст. 1 и 95.9 % на ст. 2), Hydracarina (56.0 и 44.6 %) и Oligochaeta (22.7 и 13.5 %). На обеих станциях часто встречались личинки и куколки отряда Diptera (93.3 % на ст. 1 и 85.1 % на ст. 2), личинки Ephemeroptera (45.3 % и 55.4 %) и Trichoptera (33.3% и 27.0 %), в то время как встречаемость полужесткокрылых на ст. 1 (14.7 %) была ниже, чем на ст. 2 (29.7 %). Наивысшая встречаемость в отряде двукрылых, как и на других исследованных участках, отмечена для семейств Chironomidae (90.7 % на ст. 1 и 77.0 % на ст. 2) и Simuliidae (60.0 % на ст. 1 и 54.1 % на ст. 2).

Таким образом, наиболее часто в дрефте рассматриваемых рек встречались насекомые, представленные главным образом личинками двукрылых (семейства Chironomidae (подсемейство Orthocladiinae) и Simuliidae), подёнок и ручейников. Они и были обычными компонентами дрефта. Вторая по встречаемости в дрефте рек группа – гидракарины.

Численность, биомасса и средняя масса беспозвоночных. Двукрылые, в первую очередь хирономиды и мошки, – наиболее обычные и многочисленные группы беспозвоночных (табл. 4).

Таблица 4. Средняя ($M \pm m$) численность (экз./1000 м³, числитель) и биомасса (г/1000 м³, знаменатель) основных систематических групп в дрефте рек Мёша, Казанка и Нокса

Группы	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	18 ± 8.7 0.01±0	11 ± 3.7 0.01±0	44 ± 20.6 0.02±0.01
Hirudinea	2 ± 0.7 0.02±0.01	2 ± 1.3 0.01±0	0
Gastropoda	2 ± 0.9 0.12±0.08	1 ± 0.9 0.03±0.03	12 ± 12.2 1.10±1.10
Bivalvia	5 ± 3.7 0.01±0	19 ± 8.1 0.32±0.16	0
Hydracarina spp.	39 ± 6.8 0.02±0	89 ± 47.0 0.03±0.01	141 ± 76.2 0.10±0.06
Insecta	782 ± 197.6 1.02±0.24	556 ± 271.0 0.52±0.21	840 ± 145.4 1.40±0.71
в т.ч. Ephemeroptera	73 ± 19.2 0.09±0.03	40 ± 12.1 0.04±0.01	91 ± 32.6 0.09±0.03
Odonata	3 ± 1.7 0.04±0.03	4 ± 3.6 0.02±0.02	0

Продолжение табл. 4

Heteroptera	$\frac{26 \pm 13.1}{0.06 \pm 0.02}$	$\frac{2 \pm 1.6}{0.01 \pm 0}$	$\frac{64 \pm 35.9}{0.84 \pm 0.65}$
Coleoptera	$\frac{4 \pm 1.5}{0.12 \pm 0.11}$	$\frac{2 \pm 1.3}{0.01 \pm 0.01}$	$\frac{30 \pm 14.3}{0.20 \pm 0.14}$
Trichoptera	$\frac{40 \pm 11.4}{0.30 \pm 0.12}$	$\frac{87 \pm 55.4}{0.22 \pm 0.09}$	$\frac{3 \pm 3.4}{0.0001 \pm 0.0001}$
Diptera	$\frac{637 \pm 182.5}{0.41 \pm 0.10}$	$\frac{422 \pm 217.5}{0.22 \pm 0.14}$	$\frac{648 \pm 134.3}{0.25 \pm 0.05}$
в т.ч. Simuliidae	$\frac{353 \pm 143.8}{0.23 \pm 0.07}$	$\frac{226 \pm 169.7}{0.16 \pm 0.12}$	$\frac{22 \pm 8.7}{0.02 \pm 0.01}$
Chironomidae	$\frac{279 \pm 53.8}{0.12 \pm 0.02}$	$\frac{195 \pm 58.0}{0.05 \pm 0.02}$	$\frac{599 \pm 123.5}{0.20 \pm 0.05}$
Всего	$\frac{848 \pm 201.1}{1.19 \pm 0.25}$	$\frac{681 \pm 269.1}{0.96 \pm 0.32}$	$\frac{1102 \pm 217.6}{2.85 \pm 1.27}$

Если средние массы тела дрейфующих беспозвоночных в реках Мёша и Казанка были сопоставимы (1.5 ± 0.3 и 1.6 ± 0.3 мг/экз. соответственно), то наиболее крупные особи были отмечены в р. Нокса (5.0 ± 3.2 мг/экз. что объясняется присутствием в дрефте относительно крупных особей беспозвоночных).

Количественные показатели наиболее массовых таксонов беспозвоночных в дрефте средней части р. Мёша. На обеих станциях в средней части реки по численности и биомассе, в целом, преобладали личинки и куколки двукрылых: хирономид и симулиид. Им уступают подёнки *B. Rhodani*, водяные клещи, личинки ручейника *H. angustipennis* и подёнки *C. macrura*. Особо следует отметить личинок хирономид рода *Criotopus*, *Rh. гр. exugius* и *P. гр. lauterborni*. Они также многочисленны в составе дрефта (табл. 5).

Таблица 5. Средние значения ($M \pm m$) численности (экз./1000 м³) наиболее массовых таксонов в дрефте средней части р. Мёша

Таксоны	Численность
<i>Simuliidae</i> spp.	333 ± 104
<i>C. гр. algarum</i>	102 ± 12
<i>B. rhodani</i>	71 ± 15
<i>Hydracarina</i> sp.	54 ± 7
<i>C. гр. silvestris</i>	47 ± 9
<i>Simuliidae</i> sp. (куколки)	46 ± 26
<i>H. angustipennis</i>	34 ± 12
<i>C. macrura</i>	19 ± 5
<i>Rh. гр. exugius</i>	18 ± 6
<i>O. saxicola</i>	17 ± 5
<i>Polypedilum</i> sp. <i>convictum</i>	17 ± 6
<i>Micronecta</i> sp.	17 ± 7
<i>Paratanytarsus</i> гр. <i>lauterborni</i>	15 ± 8
<i>Cricotopus</i> sp. (куколки)	14 ± 2
<i>A. aestivalis</i>	13 ± 4
<i>Procladius</i> sp. (куколки)	12 ± 7

Показано (Malmquist, 1988 и др.), что личинки подёнок *B. rhodani* и двукрылых (семейств Simuliidae и Chironomidae) являются наиболее многочисленными беспозвоночными в дрефте рек. Из хирономид в дрефте преобладают представители

подсемейства Orthoclaadiinae и, особенно, личинки рода Cricotopus. Например, в одной из рек Калифорнии (США) доля хирономид этого рода в суммарной численности всех хирономид составляла 92 % (Ali, Mulla, 1979).

Продольное распределение количественных показателей дрефта в реках Мёша и Казанка. Количественные показатели дрефта вдоль рек Мёша и Казанка распределялись по-разному, причём численность и биомасса изменялись сходным образом, однако определённых закономерностей не выявлено, различия в их значениях, по-видимому, зависят от условий на исследуемых и вышележащих участках рек.

ГЛАВА 5. МЕЖГОДОВАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДРИФТА В РЕКАХ

Река Мёша. Количественные показатели беспозвоночных в дрефте р. Мёша характеризовались значительной вариабельностью в разные годы (табл. 6).

Таблица 6. Средние годовые значения численности (в числителе N , экз./1000 м³) и биомассы (в знаменателе B , г/1000 м²) дрефта* в р. Мёша в 2008–2010 гг.

Группы	2008	2009	2010
Oligochaeta	$\frac{9 \pm 3}{0.010 \pm 0.004}$	$\frac{9 \pm 3}{0.011 \pm 0.006}$	$\frac{4 \pm 3}{0.011 \pm 0.006}$
Hirudinea	$\frac{2 \pm 1}{0.051 \pm 0.043}$	$\frac{3 \pm 1}{0.002 \pm 0.002}$	$\frac{2 \pm 1}{0.011 \pm 0.008}$
Gastropoda**	$\frac{4 \pm 2}{0.046}$	$\frac{3 \pm 2}{0.291}$	$\frac{0}{0}$
Hydracarina	$\frac{63 \pm 15}{0.029 \pm 0.007}$	$\frac{35 \pm 12}{0.016 \pm 0.005}$	$\frac{21 \pm 7}{0.008 \pm 0.003}$
Ephemeroptera	$\frac{141 \pm 58}{0.184 \pm 0.090}$	$\frac{56 \pm 15}{0.086 \pm 0.024}$	$\frac{30 \pm 12}{0.025 \pm 0.008}$
Odonata	$\frac{< 1}{< 0.001}$	$\frac{3 \pm 1}{0.032 \pm 0.026}$	$\frac{7 \pm 5}{0.084 \pm 0.070}$
Heteroptera	$\frac{55 \pm 31}{0.110 \pm 0.049}$	$\frac{16 \pm 7}{0.076 \pm 0.038}$	$\frac{12 \pm 8}{0.007 \pm 0.006}$
Coleoptera	$\frac{8 \pm 4}{0.388 \pm 0.347}$	$\frac{4 \pm 2}{0.008 \pm 0.003}$	$\frac{0}{0}$
Trichoptera	$\frac{23 \pm 5}{0.193 \pm 0.078}$	$\frac{84 \pm 30}{0.658 \pm 0.319}$	$\frac{8 \pm 4}{0.012 \pm 0.005}$
Diptera	$\frac{467 \pm 107}{0.439 \pm 0.167}$	$\frac{1222 \pm 490}{0.686 \pm 0.233}$	$\frac{180 \pm 35}{0.091 \pm 0.024}$
в т.ч. Chironomidae	$\frac{333 \pm 104}{0.153 \pm 0.035}$	$\frac{375 \pm 119}{0.162 \pm 0.042}$	$\frac{130 \pm 22}{0.056 \pm 0.012}$
Simuliidae	$\frac{130 \pm 26}{0.115 \pm 0.026}$	$\frac{839 \pm 392}{0.514 \pm 0.199}$	$\frac{49 \pm 21}{0.035 \pm 0.012}$
Всего	$\frac{772 \pm 155}{1.458 \pm 0.429}$	$\frac{1435 \pm 526}{1.875 \pm 0.570}$	$\frac{299 \pm 59}{0.250 \pm 0.085}$

* Здесь и в табл. 7 показатели групп, вносящих несущественный вклад в количественные показатели, отдельно не показаны, а включены лишь в расчёт суммарной численности и биомассы дрефта; ** данные по двустворчатым моллюскам не приведены.

Минимальные значения численности и биомассы дрефта были отмечены для 2010 г. Этот факт можно объяснить влиянием аномальных погодных условий в этом году.

Сравнение суммарной численности и биомассы всех беспозвоночных между тремя годами показал, что имеется достоверное различие между 2009 и 2010 гг. (*ANOVA*, $p < 0.03$), как и между летними сезонами 2008 и 2010 гг. (*ANOVA*, $p = 0.0007$). Лишь показатели личинок стрекоз превышали таковые по сравнению с двумя предыдущими годами.

Сезонная динамика. Количественные показатели дрефтующих организмов характеризовались также значительной вариабельностью в разные сезоны года. Максимальные значения численности и биомассы у большинства таксономических групп в дрефте р. Мёша наблюдались осенью (табл. 7).

Таблица 7. Средние значения ($M \pm m$) численности (в числителе N , экз./1000 м³) и биомассы (в знаменателе B , г/1000 м³) таксономических групп в дрефте р. Мёша в различные сезоны года (2008–2010 гг.)

Группы	Весна	Лето	Осень	Зима
Oligochaeta	$\frac{2 \pm 1}{0.007 \pm 0.005}$	$\frac{33 \pm 18}{0.016 \pm 0.006}$	$\frac{10 \pm 4}{0.006 \pm 0.002}$	$\frac{4 \pm 4}{0.004 \pm 0.003}$
Hirudinea	$\frac{2 \pm 1}{0.013 \pm 0.012}$	$\frac{3 \pm 1}{0.036 \pm 0.032}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
Gastropoda	$\frac{< 1}{0.315 \pm 0.310}$	$\frac{< 1}{0.026 \pm 0.025}$	$\frac{7 \pm 3}{0.148 \pm 0.116}$	$\frac{0}{0}$
Hydracarina	$\frac{59 \pm 21}{0.026 \pm 0.009}$	$\frac{39 \pm 7}{0.018 \pm 0.004}$	$\frac{33 \pm 15}{0.013 \pm 0.005}$	$\frac{0}{0}$
Ephemeroptera	$\frac{127 \pm 66}{0.220 \pm 0.119}$	$\frac{71 \pm 25}{0.068 \pm 0.018}$	$\frac{41 \pm 16}{0.54 \pm 0.022}$	$\frac{25 \pm 13}{0.015 \pm 0.007}$
Odonata	$\frac{0}{0}$	$\frac{6 \pm 4}{0.082 \pm 0.055}$	$\frac{1 \pm 1}{0.007 \pm 0.007}$	$\frac{4 \pm 3}{0.004 \pm 0.004}$
Heteroptera	$\frac{65 \pm 45}{0.119 \pm 0.059}$	$\frac{7 \pm 2}{0.058 \pm 0.033}$	$\frac{33 \pm 15}{0.037 \pm 0.019}$	$\frac{6 \pm 4}{0.006 \pm 0.004}$
Coleoptera	$\frac{2 \pm 2}{0.008 \pm 0.006}$	$\frac{6 \pm 3}{0.027 \pm 0.017}$	$\frac{3 \pm 2}{0.467 \pm 0.454}$	$\frac{0}{0}$
Trichoptera	$\frac{15 \pm 5}{0.203 \pm 0.105}$	$\frac{34 \pm 14}{0.104 \pm 0.074}$	$\frac{89 \pm 40}{0.882 \pm 0.471}$	$\frac{8 \pm 6}{0.012 \pm 0.012}$
Diptera	$\frac{221 \pm 56}{0.229 \pm 0.070}$	$\frac{549 \pm 232}{0.293 \pm 0.076}$	$\frac{1354 \pm 742}{0.660 \pm 0.348}$	$\frac{336 \pm 35}{0.930 \pm 0.632}$
в т.ч. Chironomidae	$\frac{148 \pm 41}{0.099 \pm 0.029}$	$\frac{299 \pm 71}{0.120 \pm 0.024}$	$\frac{440 \pm 180}{0.165 \pm 0.062}$	$\frac{89 \pm 27}{0.098 \pm 0.037}$
Всего	$\frac{495 \pm 130}{1.144 \pm 0.422}$	$\frac{750 \pm 161}{0.736 \pm 0.184}$	$\frac{1571 \pm 786}{2.283 \pm 0.906}$	$\frac{383 \pm 96}{0.971 \pm 0.640}$

Олигохеты и пиявки достигали максимальных значений летом. Представители ряда групп (пиявки, моллюски, водяные клещи, жуки) отсутствовали в дрефте в зимний период. За некоторым исключением, снижение показателей насекомых наблюдалось осенью, что, возможно, было связано с их миграцией в нижележащие участки реки, где в зимний период создаются более благоприятные, по сравнению с вышерасположенными участками, условия. Возможно, они выбирали таким путем более благоприятные биотопы на тех же участках реки.

Наиболее интенсивное перемещение беспозвоночных путём дрефта происходило летом и осенью. Личинки ряда таксонов двукрылых, обычных в дрефте, вообще отсутствовали в дрефте в зимний период. Особенно заметные различия между зимним и весенним сезонами наблюдались в р. Мёша на примере водяных клещей (*ANOVA*, $p < 0.008$). Пик миграции летом и минимальная численность осенью и зимой выявлены для

личинки *O. saxicola* ($p < 0.04$). Кроме того, активно мигрировали летом по сравнению с зимой и осенью личинки *Rh. gr. exiguus* ($p < 0.05$) и *C. gr. silvestris* ($p < 0.003$).

Личинки мошек (Simuliidae), выделяющиеся среди других таксонов (как и хирономиды) высокой численностью, мигрировали в большом количестве во все сезоны года. Однако их куколки встречались лишь летом и осенью (табл. 8).

Таблица 8

Средняя численность ($M \pm m$ экз./1000 м³) личинок и куколок Simuliidae в дрефте р. Мёша (2008–2011 гг.)

Таксоны	Весна	Лето	Осень	Зима
Личинки	63±31	258±95	845±462	190±39
Куколки	0	72±50	18±14	0

Как уже указывалось, хирономиды – одна из постоянных и многочисленных групп дрефта, поэтому были рассмотрены особенности их сезонной динамики по основным группам семейства. Как видно на рис. 2, личинки подсемейства Orthoclaadiinae являются наиболее многочисленными представителями хирономид во все сезоны года. Им существенно уступают (за исключением осени) личинки трибы Chironomini.

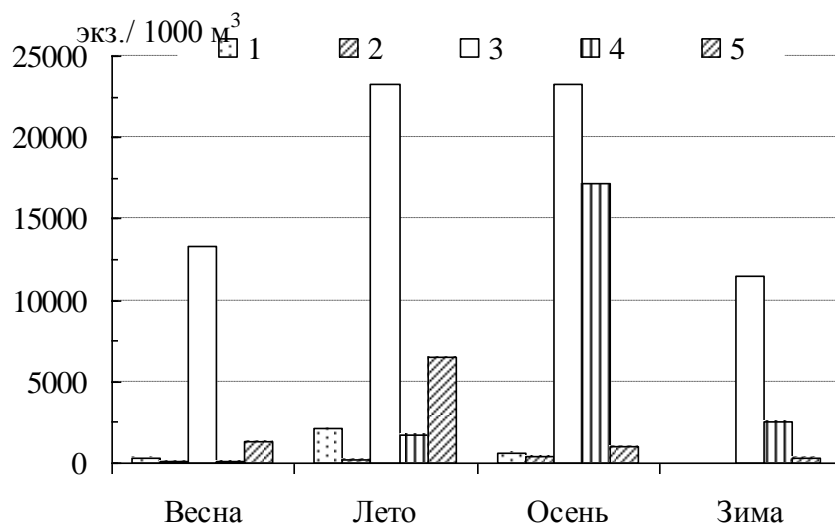


Рис. 2. Средняя сезонная численность основных систематических групп семейства хирономид в дрефте средней части р. Мёша:

1 – Tanypodinae, 2 – Diamesinae, 3 – Orthoclaadiinae, 4 – Chironomini, 5 – Tanytarsini

Куколки насекомых – также постоянный компонент дрефта. Они в значительном количестве встречались в дрефте р. Мёша; их доля в общей численности составляла в среднем 10.8 %. Причём хирономиды родов *Ablabesmyia*, *Conchapelopia*, *Procladius*, *Mesocricotopus*, *Paracricotopus* и *Paratanytarsus*, а также *Rheopelopia ornata*, в дрефте были представлены лишь куколками. Однако ряд таксонов хирономид (*Chironomus* spp.) присутствовал в дрефте лишь на стадии личинки. В целом в дрефте р. Мёша наибольшее количество куколок было отмечено летом, а минимальное количество – зимой. Во все сезоны года по численности преобладали представители подсемейства Orthoclaadiinae, прежде всего рода *Cricotopus*.

Максимальная численность личинок семейства Simuliidae отмечена для ноября и июля, а куколок – для августа (рис. 3). Массовое появление личинок в дрефте (962359 экз./1000 м³) было отмечено 13.11.2009 г., что объяснялось их катастрофическим дрефтом (вследствие того, что в данное время по реке шла шуга). Это повлияло на среднемесячное

значение. С зимы и до начала лета куколки в дрифте отсутствовали; в июле их было незначительное количество, а в августе отмечено их обилие в дрифте. С октября они не встречались.

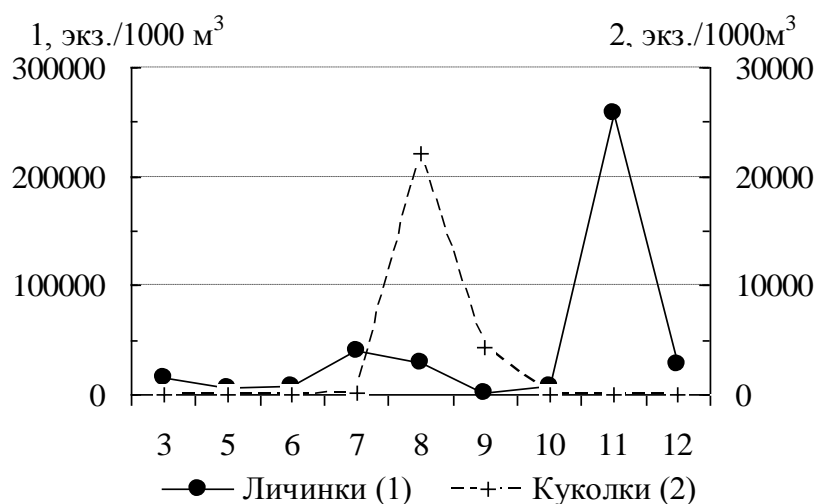


Рис. 3. Динамика среднемесячных значений численности личинок и куколок *Simuliidae* в дрифте в средней части р. Мёша.

В дрифте р. Мёша куколки двукрылых насекомых обнаруживались с мая по сентябрь (с максимумом в июне – августе). Разные представители двукрылых отличаются друг от друга сезонной динамикой показателей. Так, личинки семейства *Simuliidae* и хирономиды *C. гр. algarum* обнаруживались в дрифте во все месяцы года (январе отбор проб не производился), а *O. saxicola* – за исключением февраля. Однако их куколки встречались в дрифте с июля по сентябрь, в мае и августе и с мая по июль соответственно.

Гидракарины также являлись массовой в дрифте группой. Несмотря на их обнаружение в дрифте ещё в марте, они в заметном количестве появляются в дрифте лишь с мая, и исчезают в декабре (рис. 4). В целом их появление в дрифте соответствует их жизненному циклу.

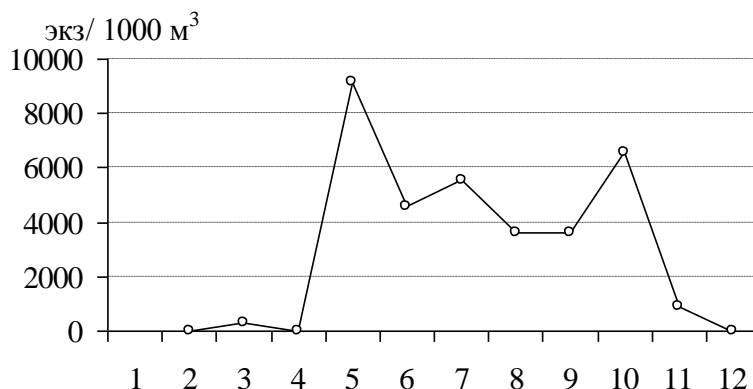


Рис. 4. Динамика среднемесячной численности гидракарин в дрифте р. Мёша

В целом сезонные изменения численных показателей дрифта на обеих станциях в средней части р. Мёша имели много общего, однако наблюдались и различия. Кроме того, амплитуда колебаний численности и биомассы была на ст. 1 ниже, чем на ст. 2 (коэффициенты вариации численности и биомассы составили соответственно 162.7 и 163.8 % на ст. 1 и 233.4 и 226.0 % на ст. 2).

Количественные показатели динамичны в течение года. Наряду с сезонными изменениями условий среды, жизненным циклом самих гидробионтов, на дрейф влияют резкие изменения погоды (например, дожди). Известно, что одним из факторов, влияющих на дрейф беспозвоночных в реках, является скорость течения воды. Наряду с указанным явлением на показатели дрейфа влияют осадки непосредственно и косвенно (возрастанием скорости течения), а также другие явления (например, шуга).

На рис. 5 показана сезонная динамика среднемесячных значений скорости течения воды р. Мёша. Скорость течения сильно варьировала даже между последовательными отборами проб. Она варьировала и между сезонами. Заметное уменьшение скорости течения наблюдалось в 2010 г., особенно на ст. 1. В целом минимальная скорость течения была отмечена для летнего периода (при сравнении с весной и осенью: ANOVA, $p < 0.05$).

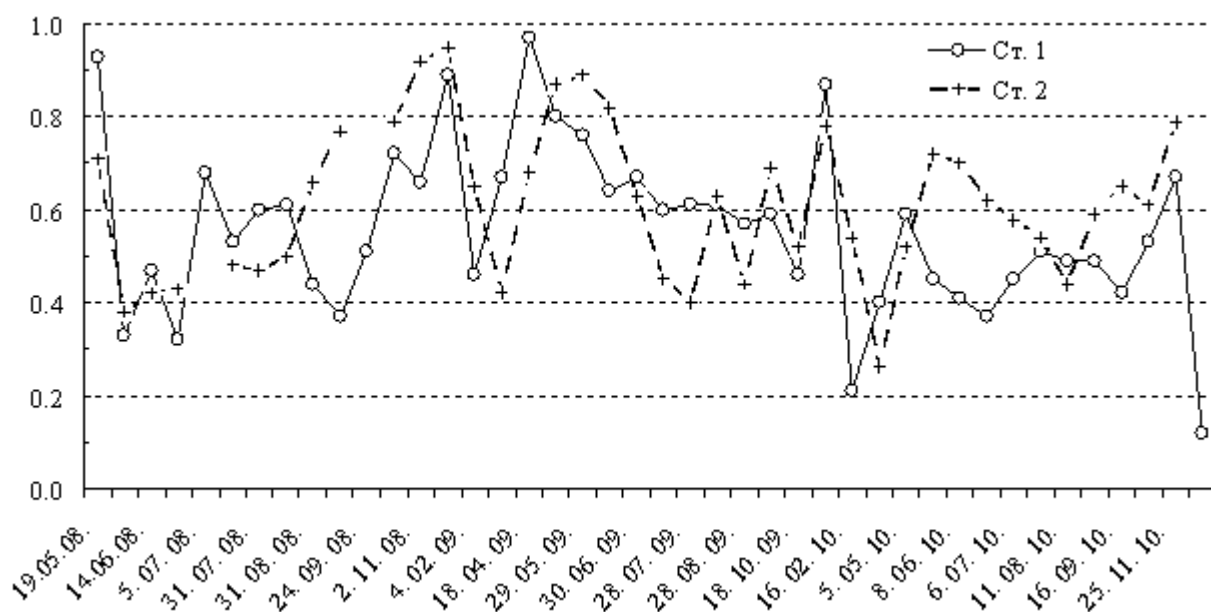


Рис. 5. Динамика скорости течения (м/с) на станциях в средней части р. Мёша (19.05.2008–15.03.2011 гг.)

Однако анализ зависимостей дрейфа от скорости воды на двух станциях р. Мёша показал, что в целом обнаруживается слабая зависимость количественных показателей дрейфа (как в целом, так и отдельных систематических групп) от скорости течения. Достоверная корреляционная связь со скоростью течения обнаружилась лишь для относительных показателей (доля в общих показателях дрейфа) личинок и куколок хирономид, причём она была отрицательной (с относительными значениями численности ($p = 0.007$) и биомассы ($p = 0.02$)). Суммарная биомасса дрейфа уменьшалась по мере увеличения скорости течения воды ($p = 0.03$).

Как и в реке Мёша, в реках **Казанка** и **Нокса** выявлена значительная вариабельность количественных показателей дрейфа в течение периода исследования.

Высокие значения биомассы дрейфа в р. Казанка в июле 2009 и 2010 гг. можно объяснить присутствием в пробе двустворчатых моллюсков. Причём, если в июле 2009 г. помимо моллюсков наблюдалась высокая биомасса (и численность) насекомых, то в 2010 г. биомасса формировалась почти исключительно моллюсками. Увеличение биомассы в августе 2011 г. объяснялось присутствием в пробе личинки ручейника (*H. angustipennis*) с достаточно большой массой тела, что, на фоне низкой численности дрейфа, внесло существенный вклад в общую биомассу.

Максимальные значения биомассы дрейфа, отмечаемые при отборе проб в р. Нокса,

в основном, были обусловлены попаданием в ловушку клопов, жуков и брюхоногих моллюсков. Достаточно высокие значения биомассы в июле 2009 г. были связаны с высокой дрефтовой активностью, одновременным присутствием в пробе жука *Platambus maculatus* и клопа *N. cinerea* с относительно большой массой тела. То же относилось к июню 2010 г., когда в пробу попал клоп *N. glauca* с большой массой тела, и в результате резко увеличилась биомасса дрефта в целом. В июне 2011 г., когда наблюдался максимум значений биомассы дрефта за весь период исследований при достаточно низкой численности дрефта, их пики можно было объяснить попаданием в ловушку сразу четырёх брюхоногих моллюсков *L. auricularia*, что существенно сказалось на общих показателях биомассы дрефта. В целом р. Нокса отличалась от двух других рек относительно низкой скоростью течения воды, особенно летом 2010 г. в результате аномально жаркой и сухой погоды. В августе 2010 г. вода на данном участке реки исчезла (частично река пересохла, либо превратилась в небольшие озера и лужи), поэтому отбор проб дрефта не проводился.

Таким образом, количество (и биомасса) отдельных видов (таксонов) и даже систематических групп в дрефте непостоянны; они меняются в зависимости от сезона года. Наименьшие значения числовых показателей дрефта могут наблюдаться непосредственно после прохождения паводка (весной), после массового вылета насекомых (в летнее время) и в некоторой степени в зимний период (возможно, в связи со снижением активности гидробионтов).

По литературным данным, на сезонную динамику влияют биологические особенности донных беспозвоночных, а именно, процессы, связанные с их циклом развития (Waters, 1972; O'Hor, Wallace, 1983). Обычно личинки хирономид преобладают в дрефте по численности в течение всего года, достигая максимальных значений (и внося максимальный вклад в общую численность дрефта) в июле (Петрожицкая, Руднева, 2000). Личинки подёнок и мошек также многочисленны в дрефте в летнее время (в июне). Однако на примере р. Большая показано (Травина, 2006), что большая часть личинок хирономид являются дициклическими, т.е. имеют весеннюю (июнь) и летнюю генерации (конец августа – начало сентября). Появившаяся молодежь заселяет пригодные участки ложа реки.

Однако, наряду с фазой жизненного цикла гидробионтов, обитающих в водотоке, состав и количественные показатели дрефта резко изменяются из-за погодных условий (в особенности влияние оказывают дожди, ледостав, промерзание до дна) и катастрофических факторов (резкое увеличение скорости течения воды, шуга, ледоход, разрушение субстрата и другие явления). Различные природные явления (как, например, весеннее половодье, увеличение скорости течения воды в период дождей) и связанные с ними нарушения структуры грунта приводят к добавлению к поведенческому дрефту катастрофического. Показано (Hynes, 1970; O'Hor, Wallace, 1983), что в летний период количество мигрирующих в составе дрефта беспозвоночных относительно мало, повышается осенью, и затем снова снижается.

Данные, полученные при изучении сезонных изменений показателей дрефта трёх рассматриваемых в настоящей работе рек, позволяют заключить, что они характеризуются значительной вариабельностью, как между годами, так и между сезонами года. Аномально сухая погода летом 2010 г. негативно отразилась на количестве и биомассе дрефта. В целом максимальные количество и биомасса дрефтующих беспозвоночных наблюдались осенью, летом численность уменьшалась примерно в два раза, а биомасса в три раза.

На примере р. Мёша показано, что зимний период отличался от других сезонов года минимальными показателями всех основных систематических групп беспозвоночных в дрефте; водяные клещи и жуки вообще не обнаруживались в дрефте в этот период. Для

олигохет максимальные значения численности и биомассы отмечались летом; у двукрылых насекомых, представленных, главным образом, семействами Chironomidae и Simuliidae, они приходились на осень и лето. Водяные клещи, подёнки и клопы были многочисленными весной. В целом, ход сезонных изменений дрейфа отражает особенности жизненного цикла отдельных видов беспозвоночных. У насекомых пики численности приходятся на периоды окукливания личинок перед вылетом имаго. Куколки также встречаются в дрейфе, а ряд таксонов беспозвоночных в р. Мёша представлен в дрейфе лишь на этой стадии. В дрейфе р. Мёша куколки двукрылых насекомых обнаруживались с мая по сентябрь (с максимумом в июне – августе). Разные представители двукрылых отличаются друг от друга сезонной динамикой показателей. Так, личинки семейства Simuliidae и хирономиды *C. гр. algarum* обнаруживались в дрейфе во все месяцы года (январе отбор проб не производился), а *O. saxicola* – за исключением февраля. Однако их куколки встречались в дрейфе с июля по сентябрь, в мае и августе и с мая по июль соответственно.

На показатели дрейфа оказывают влияние резкие изменения условий в реке, а именно дожди, ход шуги, механическое воздействие на дно рек (например, в результате скопления животных выше места отбора проб дрейфа). Одним из факторов, влияющих на дрейфт беспозвоночных в реках, является скорость течения воды, повышающаяся в период дождя или весеннего половодья. Однако на примере р. Мёша обнаружилось, что, напротив, количество личинок и куколок хирономид, как и прочих беспозвоночных, уменьшается при возрастании скорости течения воды.

ГЛАВА 6. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ДРИФТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Причиной дрейфа могут стать, например, поиск пищи, места с большим содержанием растворенного кислорода в воде, избегание хищников, миграция в период размножения, линьки и т.д. (Waters, 1965). В целом у беспозвоночных наблюдается разная ритмика активности (Богатов, 1994). Характер суточной динамики также связывают с циклом развития насекомых, а именно со стадией развития личинок или окукливанием и вылетом имаго (Bass, 2004). Одним из факторов, влияющих на дрейфт беспозвоночных, является свет, отношение к которому (фототаксис) может быть отрицательным или положительным. Ведущую роль освещённости для суточной динамики беспозвоночных подчеркивают многие авторы (например, Ali, Mulla, 1979; Барышев и др., 2004).

По результатам девяти круглосуточных наблюдений (средняя часть р. Мёша), можно заключить, что количество мигрирующих в дрейфе видов и таксонов, а также численность преобладающей части беспозвоночных максимальна в наиболее темное время суток (период с 22 до 1 ч) (рис. 6, табл. 9).

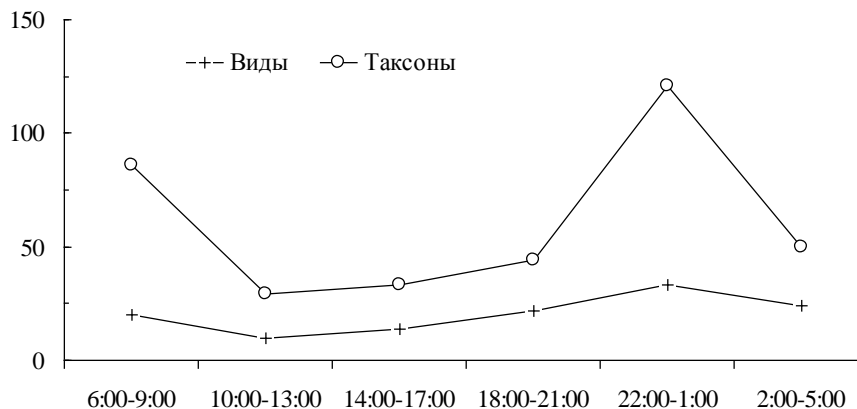


Рис. 6. Суточная динамика количества видов и таксонов мигрирующих в дрейфе беспозвоночных (р. Мёша)

Таблица 9. Средняя численность (экз./1000 м³) отдельных систематических групп в разные периоды суток (р. Мёша)

Таксон	6–9	10–13	14–17	18–21	22–1	2–5
Oligochaeta	3±2	6±4	20±11	2±1	2±1	0
Hirudinea	0	0	6±5	3±2	3±3	0
Gastropoda	0	3±2	0	0	0	12±4
Bivalvia	0	0	5±4	0	3±3	0
Hydracarina	59±22	72±27	85±18	72±24	61±20	126±63
Ephemeroptera	121±85	21±8	33±22	197±103	445±131	136±45
Heteroptera	19±14	8±5	22±6	75±36	54±17	22±13
Coleoptera	5±3	6±2	0	3±3	31±14	22±9
Lepidoptera	23±6	0	0	0	0	4±4
Trichoptera	36±14	6±4	11±7	23±8	216±108	43±12
Simuliidae	242±124	105±27	451±307	172±96	1639±1147	518±164
Chironomidae	330±92	280±112	248±78	262±46	813±331	374±88
Insecta	765±219	421±126	750±307	739±210	3245±1441	1441±224
Всего	827±231	506±155	866±409	816±215	3314±1453	1277±256

Полученные результаты соответствуют литературным данным. Сравнение численности беспозвоночных в «дневном» и «ночном» дрефте р. Мёша показало, что достоверное различие характерно для водяных клещей и насекомых (табл. 10). Для моллюсков (брюхоногих и двустворчатых), олигохет и пиявок достоверных различий не выявлено ($p > 0.05$).

Таблица 10. Численность (N , экз./1000м³) водяных клещей и насекомых в «дневных» и «ночных» пробах дрефта

Группы	«День»	«Ночь»	p
Hydracarina	60±10	30±10	0.03
Insecta	500±100	2300±900	0.0001
в т.ч. Ephemeroptera	50±20	300±100	0.0001
Trichoptera	0.02±0.00	200±100	0.006
Diptera	420±90	1720±790	0.0005
в.т.ч. Chironomidae	230±40	570±190	0.004
Simuliidae	0.19±0.08	1120±700	0.005
Суммарная численность	1670±110	3910±900	0.0001

На основе теста *Tukey HSD* (ANOVA) было выявлено, что в течение тёмного времени суток в дрефте обнаруживается большее количество таксонов, чем в течение светлого периода (табл. 11). Сходные различия были выявлены для численности и биомассы дрефтующих организмов. Кроме того, средняя масса беспозвоночных, мигрирующих в ночное время, также была достоверно больше, чем в дневное время.

На примере ряда обычных в дрефте таксонов также выявлено, что максимальная их активность наблюдается с 21 ч до 5 ч утра, с максимумом в 22–1 ч (рис. 7).

Таблица 11. Соотношение количества обнаруженных таксонов, численности (N , экз./1000 м³), биомассы (B , г/1000 м³) и средней массы тела (W , мг/экз.) дрефтующих гидробионтов в «дневных» и «ночных» пробах (p – достоверность различий)

Показатели	«День»	«Ночь»	p
Количество таксонов	5.8±0.6	13.1±1.3	0.0001
Численность	600±100	1300±900	0.0001
Биомасса	0.4±0.1	2.5±0.7	0.0001
Средняя масса тела	1.0±0.3	1.5±0.3	0.02

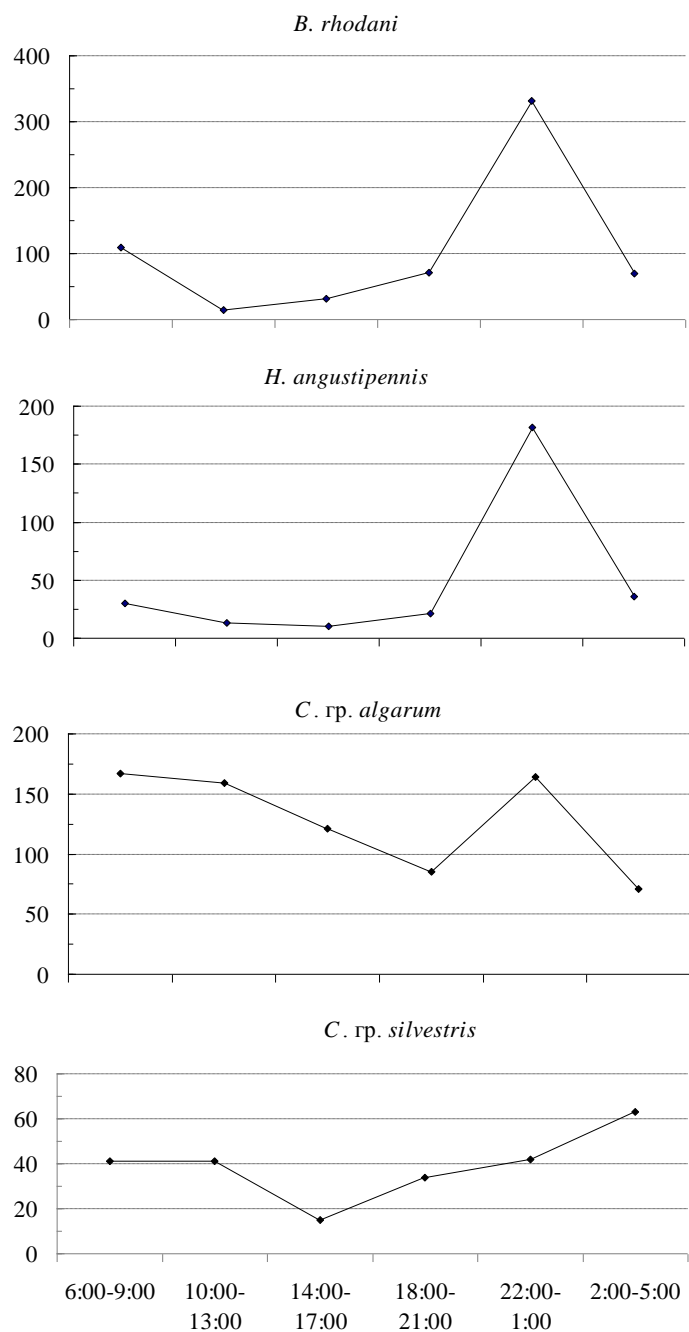


Рис. 7. Суточная динамика численности наиболее массовых таксонов в дрефте средней части р. Мёша (2008–2011 гг.)

Таким образом, в средней части реки Мёша наиболее активный дрейф бентосных беспозвоночных, включая насекомых, наблюдается в тёмное время суток. Иная картина наблюдается для водяных клещей (Hydracarina): их численность в дрейфе в дневное время в среднем выше, чем в ночное.

Всего на стадии куколки в дрейфе р. Мёша обнаружено около 30 таксонов двукрылых, из которых 26 принадлежали к семейству Chironomidae (13 – Orthoclaadiinae, 6 – Tanypodinae, 4 – Chironomini, 2 – Tanytarsini, 1 – Diamesinae). Количество таксонов двукрылых, выловленных на стадии куколки, также было больше в 22–1 ч (15 таксонов). В остальное время суток их количество находилось в пределах 8–11. Однако, как видно на рис. 8, количество куколок двукрылых становится максимальным в период с 14 ч до 17 ч. В остальное время суток по численности преобладают личинки. Таким образом, миграция двукрылых на стадии куколки приходится на самое светлое время суток.

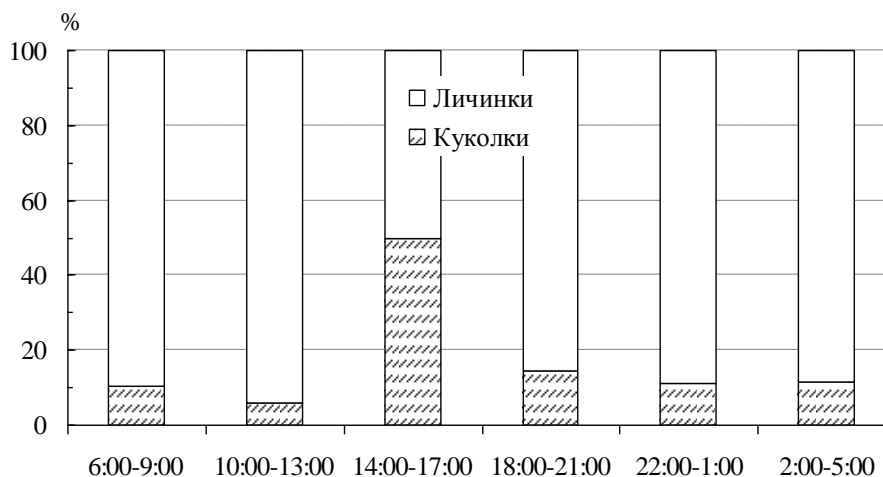


Рис. 8. Суточная динамика соотношения численности личинок и куколок насекомых отряда Diptera в дрейфе (средняя часть р. Мёша)

В частности, такая картина суточной динамики характерна для личинок и куколок мошек (табл. 12).

Таблица 12

Средняя численность ($M \pm m$, экз./1000 м³) личинок и куколок семейства Simuliidae в различные периоды суток

Стадии	6–9	10–13	14–17	18–21	22–1	2–5
Личинки	239±121	101±23	137±61	163±92	1617±112,7	516±164
Куколки	3±3	4±4	314±300	9±4	22±20	2±2

Таким образом, донные беспозвоночные мигрируют вниз по течению во все периоды суток, однако наибольшая их активность приходится на наиболее тёмное время (за исключением водяных клещей и куколок двукрылых).

ВЫВОДЫ

1. Всего в дрифте рек Мёша, Казанка и Нокса выявлено 198 таксонов разного уровня (из них 93 вида); наибольшее их количество приходится на насекомых отрядов Diptera, Trichoptera, Ephemeroptera и Coleoptera.

2. Наиболее часто встречаемые в дрифте рек насекомые – личинки и куколки двукрылых семейства Simuliidae, а из семейства Chironomidae – подсемейства Orthoclaadiinae (*C. гр. algarum* и *C. гр. silvestris*), из других отрядов насекомых – нимфы подёнки *B. rhodani* и личинки ручейника *H. angustipennis*; из других групп – водяные клещи (Hydracarina).

3. Наряду с постоянным дрейфом, наблюдается резкое увеличение в дрифте численности беспозвоночных, связанное с рядом причин: изменение погодных условий (в особенности дожди), катастрофические факторы (шуга, разрушение субстрата, вытапывание), а также биологические факторы, в особенности, фаза жизненного цикла гидробионтов (окукливание личинок, преимагинальная фаза куколок и др.).

4. В продольном распределении количественных показателей дрейфа на отдельных участках рек определённых закономерностей не выявлено, различия в их значениях, по-видимому, зависят от условий на исследуемом и вышележащем участках рек.

5. Состав и количественные показатели дрейфа характеризуются значительной вариабельностью, как между годами, так и между сезонами года; максимальное количество (и биомасса) дрейфующих беспозвоночных наблюдается летом и осенью, а минимальное – в подлётный период; пиявки, моллюски, водяные клещи, жуки, а также ряд массовых в летне-осенний период двукрылых в зимний период в дрифте отсутствуют.

6. Куколки двукрылых насекомых – постоянный компонент дрейфа (10.8 % в общей численности в р. Мёша); наибольшее их количество приходится на период март – сентябрь, в разные сроки у различных таксонов, в зависимости от сроков окукливания личинок и вылета имаго.

7. Наиболее активный дрейф личинок насекомых наблюдается в тёмное время суток; напротив, миграция куколок двукрылых, как и водяных клещей, усиливается в светлое время; средняя масса беспозвоночных, мигрирующих в ночное время, достоверно больше, чем днём.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК

1. Кашеваров Г.С., Хабибуллина Г.И. Сезонная динамика зообентоса и дрефта беспозвоночных в средней части р. Мёша (Пестречинский район, Республика Татарстан) // Вода: химия и экология. 2012, № 4. С. 105–109.
2. Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. Суточная динамика дрефта беспозвоночных в средней части р. Мёша // Учёные записки Казанского университета – Естественные науки. 2013. – в печати.

В прочих изданиях

1. Кашеваров Г.С. Видовой состав и численность беспозвоночных в дрефте средней части р. Мёши // Материалы докладов научно-практической конф. гидробиологов, посвящённой памяти проф. Х.М. Курбангалиевой (1910–2004 гг.). Казань, 2010. С. 54–55.
2. Кашеваров Г.С. Суточная динамика основных показателей дрефта в средней части р. Мёши // Материалы докладов научно-практической конф. гидробиологов, посвящённой памяти проф. Х.М. Курбангалиевой (1910–2004 гг.). Казань, 2010. С. 56–57.
3. Кашеваров Г.С., Хасбиева Г. И. Новые находки подёнки *Polymitarcys virgo* (Oliver, 1791) на территории Республики Татарстан // Материалы докладов научно-практической конф. гидробиологов, посвящённой памяти проф. Х.М. Курбангалиевой (1910–2004гг.), г. Казань, 2010 г. С. 58–59.
4. Кашеваров Г.С. Сезонные изменения видового состава и численности беспозвоночных в дрефте в средней части р. Мёша // Устойчивость экосистем: теория и практика. Материалы докладов всероссийской научной конф. с международным участием. (Чебоксары, 7 – 8 декабря 2012 г.). Чебоксары, 2010. С. 46–49.
5. Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. Таксономический состав беспозвоночных в дрефте рек Мёша, Казанка и Нокса // Малые реки: экологическое состояние и перспективы развития: материалы докладов II Всероссийской научной конф. с международным участием (Чебоксары, 7–8 декабря 2012 г.). Чебоксары: «Перфектум», 2012. С. 96–100.
6. Хабибуллина Г.И., Кашеваров Г.С., Кадиров А.Г. Видовой состав и количественные характеристики зообентоса верховья реки Нокса (Республика Татарстан) // Материалы международной научно-практической конф. «Экология, эволюция и систематика животных». Рязань: «Голос губернии», 2012. С. 147–149.